AMAZONIANA	IV	3	255–261	Kiel, November 1973

Artenreichtum und MONARDsches Prinzip bei Crustacea des Limnopsammons der Neotropis

von

Wolfram Noodt [1)]

Zoologisches Institut Kiel

Das Limnopsammon als weltweit verbreitete sehr spezifische Süßwasserbiozönose beansprucht aus verschiedenen Gründen besondere Beachtung :

– Das Milieu limnisches Mesopsammal ist weltweit identisch oder doch sehr ähnlich: Bei in der Regel ausgeglichenen Temperaturverhältnissen ("Grundwasser") und offenbar geringer Relevanz anderer (physiko-chemischer) Faktoren sind es vor allem das verfügbare Porenvolumen (räumliche Gegebenheiten des Interstitiums) sowie die sich gegenseitig bedingenden Parameter 0_2–Gehalt des Porenwassers und Nahrungsangebot (Detritus), die die tierische Besiedlung, insbesondere auch die Besiedlungsdichte, steuern (vgl. HUSMANN u.a.).

– Die Fauna ist in der Regel artenarm und setzt sich aus wenigen Gruppen zusammen, von denen nicht wenige Turbellaria, Nematoda, Oligochaeta, gewisse Rotatoria und Acari, insbesondere aber Crustacea als psammobionte Milieuspezialisten gelten. Ihre Abkunft von Bewohnern des marinen Psammals ist in vielen Fällen noch unverkennbar: Wir nehmen eine kontinuierliche Immigration aus dem Meere in dieses subterrane Süßwasser über die Erdzeitalter hin an (NOODT 1968). Die heutigen Tiergruppen im Limnopsammal sind also von sehr unterschiedlichem Existenzalter und haben im Süßwasser in sehr unterschiedlichem Maße Radiationen produziert. Wegen strikter Bindung aller ihrer Lebensstadien an das Substrat haben die meisten Arten voraussichtlich nur eine sehr geringe aktive und passive Verbreitungsfähigkeit. Häufig dürften daher – auch wegen der diskontinuierlichen Verteilung besiedlungsfähiger Substratareale – die Populationen inselähnliche Verbreitungsmuster besitzen. Dies ist sicherlich einer der wesentlichen Gründe für das Hervortreten regionaler Besonderheiten in dieser Biozönose. Das schließt jedoch die Existenz einzelner weit verbreiteter Arten bzw. Artengruppen nicht aus. Der "Evolutionsdruck" dürfte im Limnopsammal in der Regel nicht sehr erheblich sein (Refugial-Milieu).

– Hinsichtlich ihrer praktischen Bedeutung lernen wir diese Biozönose heute als wichtige Komponente im edaphischen System bei der Transformation versickernder Oberflächenwässer zu Grundwasser kennen (HUSMANN 1959).

[1)] Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Für die Analyse palaeogeographischer Situationen haben sich bestimmte, offenbar palaeozoische-mesozoische stenolimnische Elemente dieser Tierwelt als sehr geeignet erwiesen (SCHMINKE 1968; 1972). Dies betriff z.B. die beiden Leitgruppen der "*Bathynella-Parastenocaris*-Zönose" (HUSMANN, JAKOBI). Beide sind fast kosmopolitisch nicht nur sehr regelmäßig, sondern regional auch erstaunlich artenreich vertreten.

Dieses Phänomen einer sympatrischen Koexistenz von offenbar sehr nahe verwandten Arten soll im Folgenden näher untersucht werden, und zwar an Hand von Beobachtungen in der Neotropis, wo in weiten Regionen ein besonders reich entwickeltes Limnopsammon existiert (NOODT 1969). Unter den Crustacea – und nur diese sind bisher hinreichend untersucht – kommen, wie oben gesagt, für unseren Zweck insbesondere 2 Gruppen in Frage: Die Bathynellacea und die Parastenocarididae (Copepoda).

Die Bathynellacea deuten wir als in diesem Biotop bis ins Palaeozoikum zurückreichende alte stenolimnische Gruppe. SCHMINKE (1972) hat in einer groß angelegten Analyse die Verbreitungsgeschichte jedenfalls der Parabathynellidae erhellen können und weist die Besiedlung der Neotropis von Afrika her und via Australasien-Antarctica nach, wo einige Linien dann offenbar stärkere Radiationen erfahren haben. Einzelne ihrer neotropischen Arten sind weit verbreitet (NOODT 1972 a).

Sympatrisch wurden jedoch niemals mehr als 3 (4) Arten angetroffen. Wie SCHMINKE (1972) überzeugend nachweist, gehören solche sympatrischen Arten in aller Regel in deutlich getrennte Gattungen. Somit widersprechen diese Fälle nicht nur nicht den von MONARD, GAUSE-VOLTERRA u.a. formulierten Prinzipien, sondern liefern schöne Bestätigungen ihrer Gültigkeit.

Offenbar anders ist die Situation hinsichtlich der Parastenocarididae: Diese Charaktergruppe, für die wir eine mesozoische (oder jüngere?)Immigration in das Limnopsammal annehmen, zeichnet sich gerade in der Neotropis durch sehr reiche Speziation aus. Die bereits mehr als 50 von dort bekannten Arten verteilen sich auf wenigstens 7 neotropische Artengruppen (? = Gattungen). Das Natürliche System der Familie ist jedoch noch nicht hinreichend geklärt. Auch neueste Revisionsversuche (JAKOBI 1972) bringen keinen Fortschritt. Die bisher definierten neotropischen Artengruppen scheinen sich jedoch i.W. zu bewähren (NOODT 1969; 1972), wobei zumindest die *remanei*-Gruppe noch weiterer Untergliederung bedarf.

Daher ist es voraussichtlich sehr begründet, schon jetzt auf einen auffälligen Befund aufmerksam zu machen: Die sympatrische Häufung offenbar nah miteinander verwandter Arten. In folgender Tabelle 1 sind einige besonders eindrucksvolle Beispiele zusammengefaßt (nach KIEFER und größenteils bereits veröffentlichten eigenen Befunden).

Weiteres, noch nicht ausgewertetes Material deutet in die gleiche Richtung!

Das angesprochene Phänomen betrifft also zumindest die Gattung *Forficatocaris* Jakobi sowie die *columbiensis*- und die *remanei*-Gruppe von *Parastenocaris*. In den mehr peripheren Teilen der Neotropis findet man, ähnlich wie in der übrigen Welt, in der Regel nur 2 – 4 (5) Arten miteinander, die sich gewöhnlich auf mehrere (2 – 4) Artengruppen verteilen, so z.B. auch auf der mittelamerikanischen Landbrücke (El Salvador, NOODT 1962). Auch unter offenbar günstigen Umständen, d.h. in geologisch stabilen alten Kontinentalgebieten wie Nordportugal (vgl. NOODT und GALHANO 1969)werden maximal 4 (5) Arten aus ebensovielen Artengruppen angetroffen, sicherlich das Ergebnis langer, kontinuier-

Tabelle 1 : Beispiele sympatrisch-synchorer Häufung nahe verwandter Arten neotropischer Copepoda Parastenocarididae.

Alles Material stammt aus Sandufern von Flüssen und Seen. Es bedeuten:

1. Rio Ariari (columbianische Llanos). (NOODT 1972).
2. Rechtes Tapajós-Ufer bei Santarém. (KIEFER 1967/1968; NOODT 1963).
3. Icoarací am südlichen Amazonas-Delta flußabwarts Belém do Pará. (NOODT 1963).
4. Fuß der Serra do Mar unweit Santos. (NOODT 1972 b).
5. Lago Ypacaraí bei San Bernardino (Paraguay). (NOODT 1963).
6. Rio Sierra westlich Córdoba (Argentinien). (NOODT 1965).
7. Rio Cuarto (Argentinien). (NOODT 1965).

	1	2	3	4	5	6	7
columbiensis-Gruppe	3	–	–	–	–	–	–
siolii-Gruppe	–	3	–	–	–	–	–
remanei-Gruppe	–	4	3	2–5	3	5	4
Forficatocaris	–	2	1	4	1	–	–
andere Gruppen	–	3	–	–	–	–	–
undeterminierte sp.	1–2	3–4	2–3	3–4	2–3	–	2
Gesamtartenzahl	4–5	15–16	6–7	9–13	6–7	5	6

licher Evolution in der betreffenden Region.

Wichtig ist ferner, daß in der Neotropis ein Maximum an Mannigfaltigkeit offenbar in den tropischen Zonen Südamerikas erreicht wird: Sowohl im Norden auf der mittelamerikanischen Landbrücke als auch in den subtropischen und kühleren Zonen – Argentinien, andiner Bereich, westandines Perú, Chile – ist die Zahl koexistierender Arten geringer. Im Süden (Argentinien, Chile) wurde ausschließlich die *remanei*-Gruppe angetroffen.

Folgende Überlegungen mögen zur Erklärung solcher offenbaren Besonderheiten der Neotropis beitragen:

1. Zur Frage der Mannigfaltigkeit an sympatrisch koexistierenden Gruppen bzw. Gattungen. Sie scheint einfach dem Prinzip der größeren Mannigfaltigkeit tropisch-kontinentaler Biozönosen zu folgen. Auch wegen der gedanklichen Schwierigkeiten hinsichtlich solcher Evolution von Mannigfaltigkeit im sicherlich nischenarmen Psammon (vgl. 3) ist jedoch zu prüfen, inwieweit sich Entstehungs- bzw. Radiationszentren für solche Artengruppen auf den ursprünglich selbständigen, d.h. durch Meeresarme getrennten Kontinentalkernen, aus denen die Neotropis zusammengewachsen ist, glaubhaft machen lassen. Für solche Aussagen reichen unsere gegenwärtigen Kenntnisse jedoch bei Weitem noch nicht aus. Hier muß gezielt weitergearbeitet werden in Richtung auf eine umfassende Bestandsaufnahme relevanter Gruppen. Sind solche Annahmen im Prinzip richtig, hätte sich demnach die Fauna in den heute so reichen Regionen (Paraguay–Amazonas–? Orinoco-System) gewissermaßen sekundär aus ursprünglich getrennten Regionalkomplexen addiert. Schwer verständlich bliebe nach dieser Auffassung jedoch z.B. die Mannigfaltigkeit im Bereich der

peripheren Serra do Mar (vgl. Tabelle 1; 4).

Addiert könnten auch (spätere?) Immigrationsgruppen aus anderen Kontinenten worden sein. Aus der Nearktis sind solche Immigrationen jedoch wohl auszuschließen. Für Afrika sind sie nach dem gegenwärtigen Stand taxonomischer Einsicht zumindest nicht erkennbar, eines der Indizien für unsere Auffassung einer erst mesozoischen Entstehung der Familie! Hinsichtlich einer eventuellen Immigration bestimmter Gruppen aus Australasien-Antarctica sind die Dinge gegenwärtig noch nicht zu übersehen.

2. Die reiche Speziation innerhalb der Gruppen (Gattungen) selbst dürfte vermutlich mit deren langer, kontinuierlich im tropisch-subtropischen Klimabereich bei reicher und wechselvoller geographischer Gliederung der Areale (Grundwasser- bzw. Flußsysteme) verlaufenen Evolution in Zusammenhang stehen. Das bedeutet, daß sie in der Regel nach dem Prinzip der allopatrischen Speziation entstanden sein sollte. Praktisch sympatrische Artentstehung, z.B. in eng benachbarten Strata des Psammals, ist jedoch nicht auszuschließen.

3. Weit schwieriger ist die Koexistenz von relativ zahlreichen, in ihrer Biologie notwendigerweise kaum voneinander verschiedenen Arten zu verstehen: Das Milieu Mesopsammal wird zweifellos kaum Raum bieten für die Bildung merklich verschiedener ökologischer Nischen durch nahe verwandte Formen! SCHMINKE (1972) konnte für die Parabathynellidae die Koexistenz von Arten gleicher Gattung weitgehend ausschließen und schließt auf Grund von Unterschieden an den Mundwerkzeugen verwandter Gattungen auf ernährungsbiologische Verschiedenheiten.

Für die Arten und Gruppen der Parastenocariden sind wesentliche Ernährungsunterschiede oder andere biologische Besonderheiten an Hand morphologischer Befunde kaum wahrscheinlich zu machen. Allerdings wissen wir über die funktionelle Bedeutung bestimmter Strukturen de facto noch nichts. Trotzdem sind Nischenunterschiede eher auf Grund struktureller Gegebenheiten des Milieus Mesopsammal zu konzipieren. In Frage kommen hier
– Unterschiede in der Korngröße bestimmter Schichten oder Areale
– Unterschiede der Hydrographie auf engem Raum (O_2, pH, Strömung, Wassersättigung usw.)
– unterschiedliche Qualität und Quantität im Sediment vorhandener Nahrung bzw. organischer Substanz (Detritus, Pflanzenteile).

Sie mögen Anlaß geben zu
– vertikalen Schichtungen in der Fauna auf wenigen cm Tiefendifferenz, wie sie AX (1970) für marine und brackige Sandstrände schildert und wie sie auch im Limnopsammal vorhanden sind (HUSMANN 1971; KINDINGER persönl. Mitt.). Auf diese Weise können verschiedene in bestimmter Hinsicht spezialisierte Arten auf engstem Raum beisammenleben, in Proben auch gemeinsam angetroffen werden und in der Masse ihrer Individuen trotzdem nicht koexistieren.–

Für unsere Fragestellung noch relevanter mag die
– horizontale Gliederungen des Limnopsammals in Bereiche eigener Prägung mit eigenen faunistisch-biozönotischen Charakteren sein, wie sie u.a. HUSMANN (1970; 1971) und SCHWOERBEL (1961; 1964; 1967) für die Sandbetten von Fließgewässern definiert haben.

Es erscheint ohne Weiteres vorstellbar, daß auf solche Weise auch im scheinbar so gleichförmigen Milieu Mesopsammal – hier Limnopsammal – doch auch für nahe verwandte Formen eine Chance besteht, effektiv unterschiedliche Ökologische Nischen zu bilden, womit das Konkurrenzausschluß-Prinzip (MONARD, GAUSE-VOLTERRA u.a.) sicherlich in vielen Fällen tatsächlich gewahrt bleibt. Stets werden wir jedoch mit m.o.w. weitgehenden

biologischen Überschneidungen (z.B. teilweiser Raumkonkurrenz in Lückensystemen) rechnen müssen.

Nach den bisherigen Beobachtungen, die allerdings sorgfältiger, auch experimentell-ökologischer Nachprüfung bedürfen, werden wahrscheinlich trotzdem eine Reihe von Fällen bestehen bleiben, in denen mehrere Arten echt synchor weitgehend gleiche Nischen bilden und also in weitgehender, vielleicht totaler Konkurrenz zueinander stehen. Auch andere Beispiele, die das Konkurrenzausschluß-Prinzip einschränken, sind ja bekannt geworden (vgl. REMANE 1970, hierzu aber auch ILLIES 1970!). Für unseren Zweck muß es vorläufig genügen, solche Fälle herauszuarbeiten und abzusichern, die dem Konkurrenzausschluß-Prinzip mehr den Wert einer Regel zukommen lassen, die sicher nicht in jedem Falle gilt.

4. Damit ist übrigens nicht gesagt, daß solche totalen interspezifischen Konkurrenten notwendigerweise auch sympatrischer Entstehung sein müssen. Gerade die fast inselartige Verteilung für ein Limnopsammon geeigneter Substratareale bietet sicher stets und überall reiche Möglichkeiten zu relativer Separation und anschließender allopatrischer Auseinanderentwicklung! Vermutlich liegt in der Vorstellung einer ständigen, kaleidoskopartigen Veränderung von Trennung und Wiederverbindung von Populationen, Artarealen usw. ein wichtiger Schlüssel zum Verständnis der Besonderheiten der Evolution, insbesondere auch der Verbreitungsgeschichte jener eigenartigen Tierwelt!

Festzuhalten bleibt schließlich, daß gerade die Neotropis wegen ihrer relativen geographischen Isolation und ihrer bereits hinreichend zu übersehenden palaeogeographischen Genese für Fragestellungen der Art, wie sie hier aufgeworfen worden sind, eine besonders geeignete und interessante Region darstellt! Eine Weiterarbeit in den angegebenen Richtungen läst wesentliche Erkenntnisse erwarten.

Zusammenfassung

Im Limnopsammon der Neotropis sind Crustaceen regional ungewöhnlich artenreich vertreten (*Bathynella-Parastenocaris*-Zönose). Häufig wurden mehrere, offenbar nah verwandte Arten (gleicher Gattung, Artengruppe) miteinander angetroffen. Solche Fälle werden auf die Gültigkeit der MONARDschen Regel (Konkurrenzausschluß-Prinzip) untersucht.

Z.B. für die Parabathynellidae, auch in der Neotropis artenreich vertreten, konnte dieses Prinzip bestätigt werden: Sympatrisch angetroffene Arten gehören in der Regel differenten Gattungen an (SCHMINKE). Für differente Artengruppen der Parastenocarididae dürfte dies oft ebenso zutreffen. Daneben bleiben aber Fälle, die auf diese Weise nicht erklärt werden können. Weitgehende Identität der ökologischen Nischen der betr. Arten wird vermutet.

Die Möglichkeiten für die Bildung differenter Nischen im Limnopsammal sowie die Gründe für die große Mannigfaltigkeit im Limnopsammon der Neotropis (lange Genese im tropischen Klimat bei reicher und wechselvoller Gliederung der Areale) werden diskutiert. Weitere Untersuchungen in den angesprochenen Richtungen versprechen gerade in der Neotropis aufschlußreiche Ergebnisse.

Resumen

En el Limnopsammon de las Zonas Neotrópicales aparecen los Crustáceos en especies excepcionalmente numerosas. A menudo se han encontrado en el mismo lugar varias especies aparentemente de parentezco cercano (del mismo género ó grupo de especies). Con estos casos se estudia la validez de la Regla de MONARD ("competitive exclusion principle").

Por ejemplo se puede comprobar esta regla con los Parabathynellidae, que también aparecen en numerosas especies en la Zona Neotrópica: Especies de existencia simpátrica pertenecen en general a differentes géneros. A menudo para differentes grupos de especies de los Parastenocarididae debería concordar esto igualmente. Pero fuera de esto hay casos que no se explican de esta manera. Se presume que los nichos ecológicos de estas especies son en gran parte idénticas.

Se discute las posibilidades para la formación de differentes nichos ecológicos en el Limnopsammal como también las razones para la gran diversidad en el Limnopsammon de la Región Neotropical (evolución larga y contínua bajo las condiciones de un clima trópical equilibrado y de áreas subdivididas extensamente y transformadas repetidamente).

Investigaciones a continuación en dicho problema ofrecen resultados instructivos, en especial en la Región Neotropical.

Literatur

AX, P. und R. AX (1970): Das Verteilungsprinzip des subterranen Psammon am Übergang Meer-Süßwasser.– Mikrofauna des Meeresbodens 1, Akad. Wiss. Lit. Mainz: 7–51

HUSMANN, S. (1958): Sand- und Schotterufer als Grenzbereiche limnologischer und bodenbiologischer Forschung.– Gewässer u. Abwässer 22 : 66–69

HUSMANN, S. (1959): Neuere Ergebnisse der Grundwasserbiologie und ihre Bedeutung für die Praxis der Trinkwasserversorgung.– Ibid 24 : 33–48

HUSMANN, S. (1970): Weitere Vorschläge für eine Klassifizierung subterraner Biotope und Biocoenosen der Süßwasserfauna.– Int. Rev. ges. Hydrobiol. 55(1) : 115–129

HUSMANN, S. (1971): Ecological studies on freshwater meiobenthos in layers of sand and gravel. In: Proc. 1st Int. Conf. Meiofauna; Smithson. Contr. Zool.– 76 : 161–169

ILLIES, H. (1970): Die Gattung als ökologische Grundeinheit.– Faunist. Ökol. Mitteil. 3 (11/12) : 369–372

JAKOBI, H. (1969): O significado ecológico de assciação Bathynellacea – *Parastenocaris* (Crustacea).– Bol. Univ. Fed. Paraná (Zool) 3 (7) : 167–191

JAKOBI, H. (1972): Trends (Enp. P. 4♂) innerhalb der Parastenocarididen (Copepoda Harpacticoidea).– Crustaceana 22 (2) : 127–146

KIEFER, F. (1967): Zwei neue *Parastenocaris*-Arten (Cop. Harp.) aus dem mittleren Amazonas-Gebiet.– Amazoniana 1 (2) : 131–134

KIEFER, F. (1968): Zwei weitere *Parastenocaris*-Arten (Cop. Harp.) aus dem mittleren Amazonas-Gebiet.– Ibid 1 (3) : 257–258

NOODT, W. (1962): Limnisch-subterrane Copepoden der Gattung *Parastenocaris* KESSLER aus Mittelamerika.– Beitr. neotrop. Fauna 2 (3) : 223–248

NOODT, W. (1963): Subterrane Crustaceen der zentralen Neotropis. Zur Frage mariner Relikte im Bereich des Rio Paraguay-Paraná-Amazonas-Systems.– Zool. Anz. 171 (1/4) : 114 – 147

NOODT, W. (1965): Crustacea Subterranea aus Argentinien.– Beitr. Neotrop. Fauna 4 (2) : 84–129

NOODT, W. (1968): Deuten die Verbreitungsbilder reliktärer Grundwasser-Crustaceen alte Kontinentzusammenhänge an? – Naturw. Rundschau 21 (11) : 470–476

NOODT, W. (1969): Die Grundwasserfauna Südamerikas. In: Biogeography and Ecology in South America 2 : 659–684. Junk, Den Haag

NOODT, W. (1971): Die Bathynellacea Chiles (Crust. Sync.).– Gewässer u. Abwässer 50/51 : 41–65

NOODT, W. (1972):Drei neue *Parastenocaris* aus Kolumbien (Crust. Cop.).– Stud. Neotrop. Fauna 7 : 101–112

NOODT, W. (1972 a): Brasilianische Grundwasser-Crustacea 2. *Nannobathynella, Leptobathynella* und *Parabathynella* aus der Serra do Mar von São Paulo (Malacostraca, Syncarida).– Crustaceana 23(2) : 152–164

NOODT, W. (1972 b): Brasilianische Grundwasser-Crustacea 1. Studien an den Gattungen *Parastenocaris* KESSLER und *Forficatocaris* JAKOBI aus der Serra do Mar von São Paulo (Copepoda,Harpacticoidea).–Ibid 23 (1) : 76–99

NOODT, W. und M.H. GALHANO (1969): Studien an Crustacea subterranea (Isopoda, Syncarida, Copepoda) aus dem Norden Portugals.– Publ. Inst. Zool. "Dr. A. Nobre" 107 : 1–75

REMANE, A. (1970): Objektive Gruppen der Systematik und das MONARD'sche Prinzip.– Faunist. Ökol. Mitteil. 3 (11/12) : 373–377

SCHMINKE, H.K. (1972): Evolution, Natürliches System und Verbreitungsgeschichte der Bathynellacea (Crust. Malacostr.).– Dissertation Univ. Kiel

SCHMINKE, H.K. und W. NOODT (1968): Discovery of Bathynellacea, Stygocaridacea and other interstitial Crustacea in New Zealand.– Naturwissenschaften 54 (4) : 184–185

SCHWOERBEL, J. (1961): Der Begriff des Hyporheischen Lebensraumes und seine Bedeutung für die Entstehung und Ausbreitung subterraner Tierarten.– 3. Int. Kongr. Speläol., Sekt. II : 89–96

SCHWOERBEL, J. (1964): Die Bedeutung des Hyporheals für die benthische Lebensgemeinschaft der Fließgewässer.– Verh. int. Ver. Limnol. 15 : 215–226

SCHWOERBEL, J. (1967). Das hyporheische Interstitial als Grenzbiotop zwischen oberirdischem und subterranem Ökosystem und seine Bedeutung für die Primär-Evolution von Kleinsthöhlenbewohnern.– Arch. Hydrobiol. Suppl. 33 : 1–62

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Wolfram Noodt
Zoologisches Institut der Universität
Hegewischstr. 3
D–23 Kiel
BR Deutschland